| Revue suisse Zool. | Tome 89 | Fasc. 4 | p. 927-939 | Genève, décembre 1982 |
|---|---|---|---|---|

# Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolen-Arten in den Berner Voralpen [1]

von

**Jürg ZETTEL * und Heinz von ALLMEN ***

Mit 3 Abbildungen und 3 Tabellen

ABSTRACT

**The annual cycle of cold-hardiness in two Collembola from the Bernese Prealps.** — *Entomobrya nivalis* and *Isotoma hiemalis*, two winter-active collembolans, show different strategies of adaptation to winter temperatures. *E. nivalis*, living on trees, reaches its maximal cold-hardiness in late autumn. Cold-hardiness in this species is influenced by temperature and photoperiod. The hemiedaphic I. *hiemalis* can increase its cold-hardiness only by the direct influence of temperatures below 0° C, attaining maximal values in late winter at a site with complete and early snow cover (Gurnigel Berghaus, 1580 m), but already in early winter at a site with little snow and frequent soil-frosts (Dürrbachgraben, 880 m); increased supercooling ability is only present in winter. Juveniles of both species are cold-hardier than adults.

## EINLEITUNG

Das Phänomen der Kälteresistenz beschäftigt Forscher schon seit langer Zeit. Vorerst waren Pterygota und andere grössere Arthropoden Gegenstand der Untersuchungen (z.B. ASAHINA 1959, SALT 1961, SØMME 1964, ASAHINA 1966, KIRCHNER UND

[1] Unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt 3.397.78.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

KESTLER 1969). Mit verfeinerten Methoden wurde es möglich, die Untersuchungen auch auf Mikroarthropoden (Collembolen und Milben) auszudehnen (SØMME 1965*a*, 1976, 1978, 1979, SØMME & CONRADI-LARSEN 1977, BLOCK 1979, BLOCK & ZETTEL 1980).

Man kennt 2 Typen von Kälteresistenz: a) Diapausierende Imagines oder Entwicklungsstadien sind z.T. frostresistent, d.h. sie können gefrieren ohne Schaden zu nehmen (u.a. ASAHINA 1969, OHYAMA & ASAHINA 1972, SØMME 1974, ZACHARIASSEN 1977, SØMME & CONRADI-LARSEN 1979). b) Andere Arten sind frostempfindlich, d.h. ein Gefrieren ihrer Körperflüssigkeit führt unweigerlich zum Tode. Dafür besitzen sie die Fähigkeit zur Unterkühlung, indem durch die Synthese von gefrierpunkterniedrigenden Substanzen die Hämolymphe wesentlich tiefer unterkühlen kann bis der Körper spontan durchgefriert. Alle bisher untersuchten Mikroarthropoden gehören dem zweiten Typ an. Als Gefrierschutz-Substanzen konnten bisher Glycerin, höhere Polyole, Zucker, Glycoproteine, Peptide und Proteine nachgewiesen werden (z.B. SALT 1957, 1958, CHINO 1957, WYATT & MEYER 1959, AOKI 1962, ASAHINA & TANNO 1964, SØMME 1964, 1965*b*, 1969, TAKAHASHI *et al.* 1971, MANSINGH & SMALLMAN 1972, MILLER & SMITH 1975, DEVRIES & LIN 1977, DUMAN 1977, RING 1977, PATTERSON & DUMAN 1979, SCHNEPPENHEIM & THEEDE 1980, BLOCK & ZETTEL 1980). Während mehrere Autoren bei Pterygoten, Spinnen und Milben die Veränderung der Unterkühlungsfähigkeit in Abhängigkeit von der Jahreszeit untersuchten (MACPHEE 1964, SØMME 1965, HANEC 1966, KIRCHNER & KESTLER 1969, BLOCK 1979), liegen zu diesem Punkt erst wenige Angaben über Collembolen vor. Die Veränderung der Kälteresistenz durch die Einwirkung von Kälte demonstrierten BLOCK & ZETTEL (1980) bei *Isotoma hiemalis*. Bereits 1976 zeigte SØMME, dass *Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis* im Winter z.T. unterschiedliche Unterkühlungspunkte aufweisen, allerdings ohne auf die spezielle Lebensweise der beiden Arten einzugehen. Angaben über unterschiedliches Verhalten verschiedener Populationen der gleichen Collembolenart existieren noch nicht, jedoch ist dieses Phänomen bei Pterygoten und Milben bekannt (MACPHEE 1961, 1964, GEHRKEN UND ZACHARIASSEN 1977).

Mit der vorliegenden Arbeit ging es uns darum, an zwei Collembolenarten *(Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis)* auf der gleichen Untersuchungsfläche, aber in verschiedenen Mikrohabitaten nicht nur die maximale Kälteresistenz zu ermitteln, sondern auch zu verfolgen, wie sich diese im Verlaufe des Jahres verändert und durch Umweltfaktoren beeinflusst wird. Im weiteren wollten wir das Unterkühlungsverhalten einer Art an zwei unterschiedlichen Standorten verfolgen. Die Untersuchungen stellen einen Teil eines umfassenden Forschungsprogrammes über die Biologie und Ökophysiologie der beiden Arten dar.

Wir sind U. Zettel und B. Bachmann für manche wertvolle Diskussion und ihre Mitarbeit sowohl im Labor als auch im Feld zu grossem Dank verpflichtet. Frau D. Zbären korrigierte die englische Zusammenfassung.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Versuchsflächen liegen in den Berner Voralpen (Gurnigel, 15 km westlich Thun): a) *Gurnigel Berghaus*, 1580 m, ein subalpiner Fichtenwald, mehr oder weniger in Kuppenlage; der sehr feuchte Boden ist von Drainagegräben durchzogen, die Bodenbedeckung besteht vorwiegend aus Moos oder kahler Nadelstreu. Die Fichten sind dicht mit Flechten behangen (v.a. verschiedene Parmeliaceen und Usneaceen), dies eine Folge des recht feuchten und oft nebligen Klimas der nördlichsten Voralpenkette (WANNER 1978). b) *Dürrbachgraben*, 880 m, ein mit Laubmischwald bestandenes sonnenarmes Bachtobel

am Fusse des Gurnigels. Auf den beiden Versuchsflächen wurden die Luft- und Streutemperaturen mit Temperaturschreibern TPA-6M (Gertsch, Zürich) in zweistündigen Intervallen während der ganzen Untersuchungszeit registriert.

Am Standort Berghaus konnten beide Springschwanzarten jederzeit problemlos gefunden werden. Im Dürrbachgraben dagegen, wo wir nur *I. hiemalis* untersucht haben, fanden wir in der schneefreien Zeit nur vereinzelte Individuen. Um trotzdem genügend Tiere für die monatlichen Stichproben zur Verfügung zu haben, setzten wir auf Schnee gesammelte Tiere in Populationskäfigen mit natürlichem Substrat aus. Diese Käfige bestanden aus PVC-Gefässen (Durchmesser 15 cm, Höhe 14 cm), welche mit Sand und Laubstreu vom Standort beschickt, in den Boden eingesenkt und mit Laubstreu bedeckt wurden. Aus dem Substrat extrahierten wir vorgängig sämtliche Bodentiere in Berlese-Tullgren-Trichtern. Dem Luft- und Feuchtigkeitsaustausch dienten je ein mit feiner Planktongaze verschlossenes Fenster in Deckel und Boden sowie zwei in den Seiten des Gefässes. Pro Käfig wurden 100 adulte oder subadulte Springschwänze eingesetzt.

Die Collembolen sammelten wir entweder mit einem Exhaustor direkt an Ort oder trieben sie in einem modifizierten Berlese-Tullgren-Trichter aus dem eingesammelten Substrat (bzw. Inhalt eines Populationskäfigs) aus und verwendeten sie so schnell wie möglich für die Messungen. Als Mass für die Kälteresistenz diente der Unterkühlungspunkt. Mit etwas Glisseal-Laborfett (Borer Chemie, Solothurn) wurden die Springschwänze an feinen Kupfer-Konstantan-Thermoelementen fixiert (Drahtdurchmesser 0.1 mm), in einem Glasröhrchen in ein Kühlbad mit Temperaturprogrammer (FTS MC-2-60-SV/TP-1) eingetaucht und mit einer konstanten Rate von 1°/min abgekühlt (Sømme 1967, Salt 1969); die Temperaturen wurden mit einem schreibenden Potentiometer laufend registriert (Linseis LS-4, Messeinschub 04.183). Der jeweils durch das Freiwerden von Kristallisationswärme entstehende Temperaturanstieg beim Gefrieren eines Versuchstieres markierte den Unterkühlungspunkt des Individuums.

Um die Reaktion der Tiere auf Kälte zu überprüfen, wurden vor Wintereinbruch im Klimaschrank einmalige Nachtfröste verschiedener Länge simuliert (−2° C für 6, 13 und zusätzlich 24 Stunden) und nach einer Woche unter einer Photoperiode von LD 12:12 und einer Temperatur von 10°/3° (Tag/Nacht) die Unterkühlungspunkte der Versuchstiere bestimmt. Zur Überprüfung länger dauernder Kälteeinwirkung wurden sowohl Winter- wie auch Sommertiere je eine Woche bzw. einen Monat Temperaturen von 0° und −5° C unterworfen und direkt anschliessend ihre Unterkühlungspunkte gemessen.

## RESULTATE

### Temperaturregime der Untersuchungsflächen

Die wichtigsten Parameter des Temperaturverlaufes sind in Abb. 1 wiedergegeben. Da die Temperaturen nur alle 2 Stunden aufgezeichnet wurden, geben die Tagesminima unter Umständen nicht die absolut niedrigsten Werte wieder. Die Pentadenwerte stellen den Durchschnitt von je 5 Tagesmitteln dar, welche aus den 12 Werten pro Tag berechnet wurden. Die Sommer-, Winter- und Jahresmittel können der Tab. 1 entnommen werden.

*Standort Gurnigel Berghaus:* In den Übergangszeiten Spätherbst und Frühling wirkt sich die Temperaturpufferung des Bodens deutlich aus, indem an sonnigen Tagen die Luft bis 6° C wärmer sein kann als die Streu, an Frosttagen dagegen bis 6° C kälter. Besonders auffällig ist die Wirkung der Schneedecke, welche die Kälte der Luft abhält und den ganzen Winter über für eine konstante Streutemperatur von +0.1 bis +0.3° C

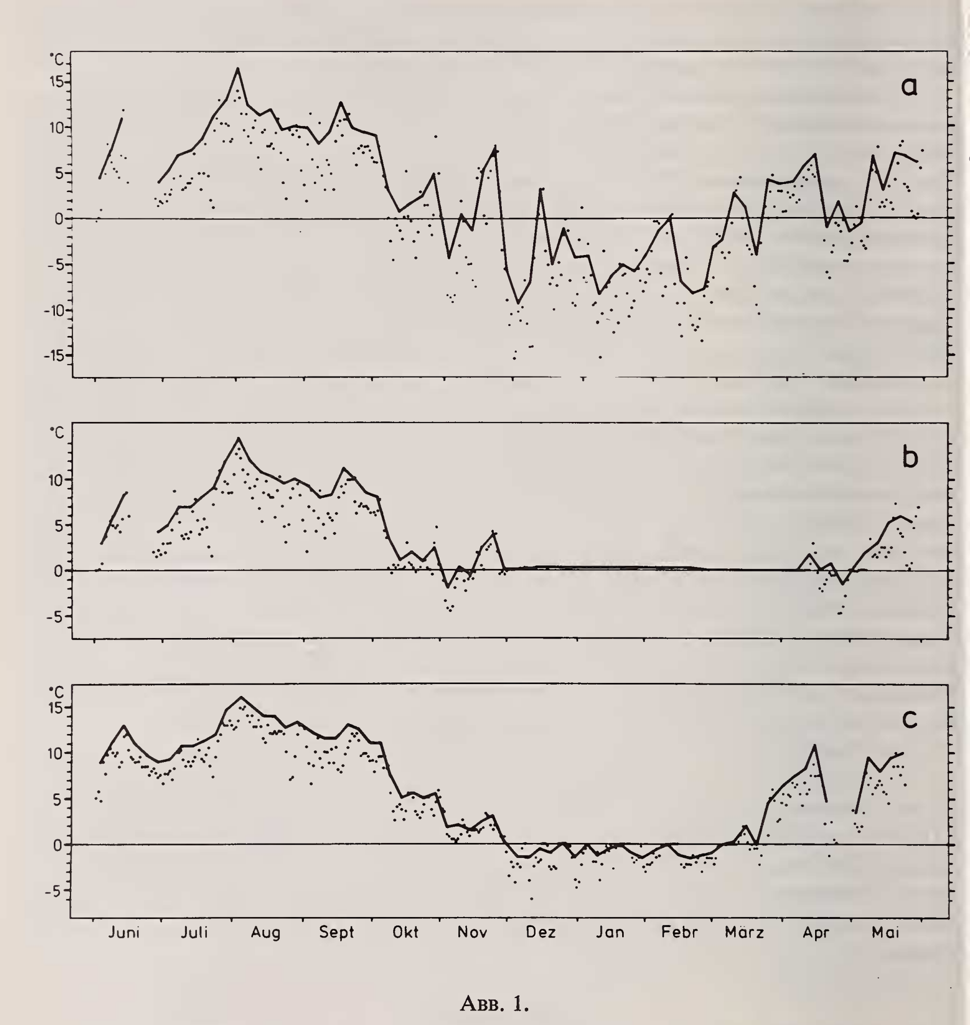



ABB. 1.

Jahresverlauf 1980/81 der Temperaturen. Pentadenmittel und Tagesminima.
a) Luft, Standort Gurnigel Berghaus, 1580 m.
b) Streu, Standort Gurnigel Berghaus. c) Streu, Standort Dürrbachgraben, 880 m.

*Course of the temperature 1980/81 : mean of pentades and daily minima.*
*a) air at site Berghaus. b) litter at site Berghaus. c) litter at site Dürrbachgraben.*

sorgt (1980/81 vom 29. November bis 12. April), während in der Luft Werte von −15 bis +11° C registriert werden.

*Standort Dürrbachgraben :* Die wesentlichen Unterschiede zum Temperaturgang auf der Versuchsfläche Berghaus sind die höheren Streutemperaturen vom Frühling bis in den Herbst und der kürzere Winter mit häufigen Bodenfrösten, die durch die unregelmässige Schneebedeckung zustande kommen. Minustemperaturen kommen den gan-

TABELLE 1.

*Mittlere Temperaturen in °C in Streu und Luft für die beiden Standorte Dürrbachgraben (A, 880 m) und Gurnigel Berghaus (B, 1580 m), 1.6.1980-31.5.1981.*
*Mean temperatures in °C in litter (first column) and air (second column) at the two sites Dürrbachgraben and Berghaus.*

| Zeitraum | A | | B | |
|---|---|---|---|---|
| | Streu | Luft | Streu | Luft |
| Winter (November bis März) | 0.3 | −1.3 | 0.3 | −2.5 |
| Sommer (April bis Oktober) | 10.1 | 10.2 | 5.8 | 7.0 |
| Jahr | 6.0 | 7.6 | 3.5 | 3.0 |

TABELLE 2.

*Anzahl Tage mit tiefen Temperaturen an den beiden Standorten Dürrbachgraben (A, Streu) und Gurnigel Berghaus (B, Streu und C, Luft) in der Zeit vom 1.6.1980 bis 31.5.1981.*
*Number of days with low temperatures for the two sites Dürrbachgraben (A, litter) and Berghaus (B, litter and C, air).*

| Tagesminimum °C | A | B | C |
|---|---|---|---|
| 0 - +0.5 | 38 | 163 | 20 |
| −1 - 0 | 23 | 22 | 15 |
| −2 - −1 | 25 | 4 | 7 |
| < −2 | 31 | 11 | 117 |

zen Winter über vor und erreichen tiefere Werte als am Standort Berghaus (vgl. Abb. 1 und Tab. 2). Bei einem Wintermittel von +0.3° C schwankt die Streutemperatur zwischen −6 und +5° C (Lufttemperatur im gleichen Zeitraum −13 bis +15° C). Die Sommermaxima betragen wie am Standort Berghaus ca. 24° C.

**Entomobrya nivalis**

Diese Art wurde nur am Standort Berghaus untersucht. Die Tiere halten sich im Sommer vor allem in den Flechten der Fichtenäste auf, im Winter ziehen sie sich grösstenteils in Rindenritzen der Stämme zurück, wo die Temperaturen jedoch höchstens 2.5° C höher liegen als in der Luft (VON ALLMEN & ZETTEL, 1982).

Der Jahresverlauf der Kälteresistenz spiegelt ungefähr die Kurve der Lufttemperatur wider (Abb. 2). Im Laufe des Sommers nimmt die Unterkühlungsfähigkeit zu und erreicht im Herbst etwa −15° C, was den tiefsten registrierten Wintertemperaturen entspricht. Die verstärkte Kälteresistenz wird somit aufgebaut bevor die ersten harten

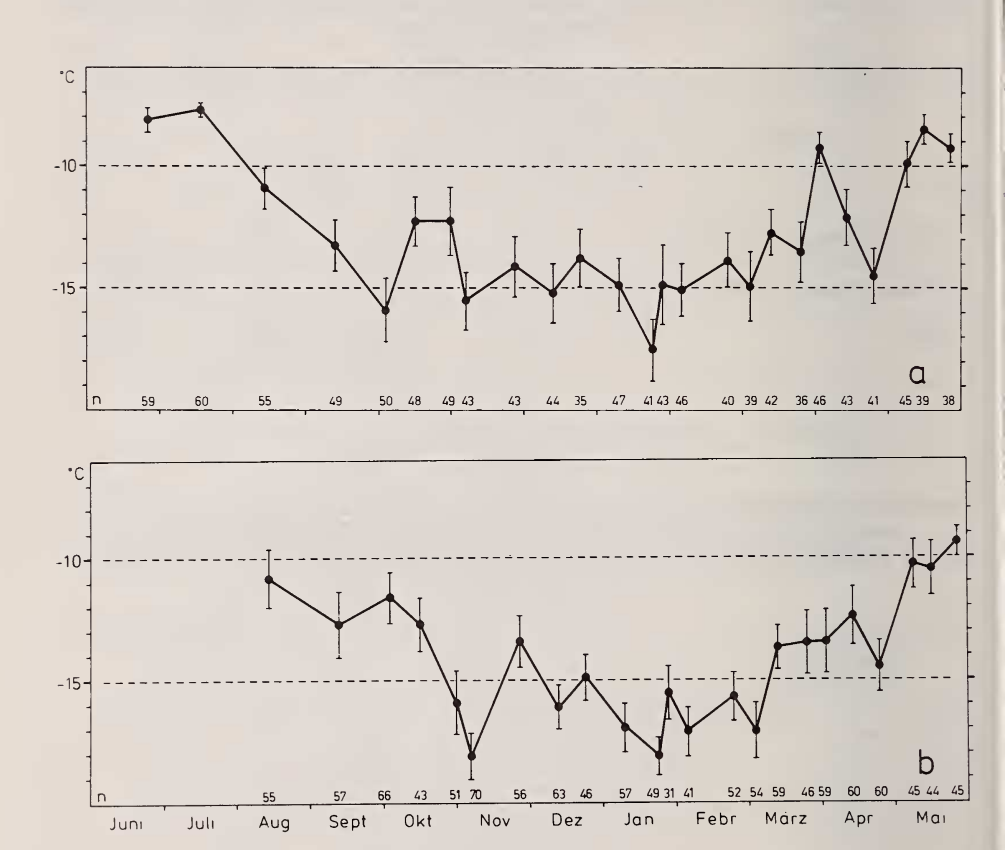



Abb. 2.

Jahresverlauf 1980/81 der Unterkühlungspunkte von *Entomobrya nivalis* ($\bar{x}$ ± 95% Vertrauensbereich).
a) adulte, b) juvenile Tiere.

*Annual cycle (1980/81) of the supercooling points of Entomobrya nivalis ($\bar{x}$ ± 95% C.L.) a) adults, b) juveniles.*

Fröste auftreten und im Frühling, sobald die Temperaturen ansteigen, nimmt sie wieder ab. Das sommerliche Niveau reicht aus, um sämtliche Kälteeinbrüche unbeschadet zu überstehen, im Winter kann man jedoch immer wieder vereinzelte tote Individuen auf der Schneeoberfläche finden, welche extremen Frösten zum Opfer gefallen sind.

Die Jungtiere zeigen durchwegs tiefere Unterkühlungspunkte als die adulten: Der Verlauf der Mittelwerte ist um 0.8° C tiefer, die Differenz ist signifikant ($P < 0.05$,

Wilcoxon-Test). Im Sommer weisen die jüngeren Tiere Unterkühlungspunkte von etwa −11° C auf, im Winter solche bis −18° C.

Bei kürzeren Intervallen zwischen den Stichproben (zweite Hälfte der dargestellten Zeitspanne) kommt deutlich eine kurzfristige Schwankung der Mittelwerte zum Vorschein, welche bei nur monatlich erhobenen Stichproben verloren geht. Bei beiden Alters-

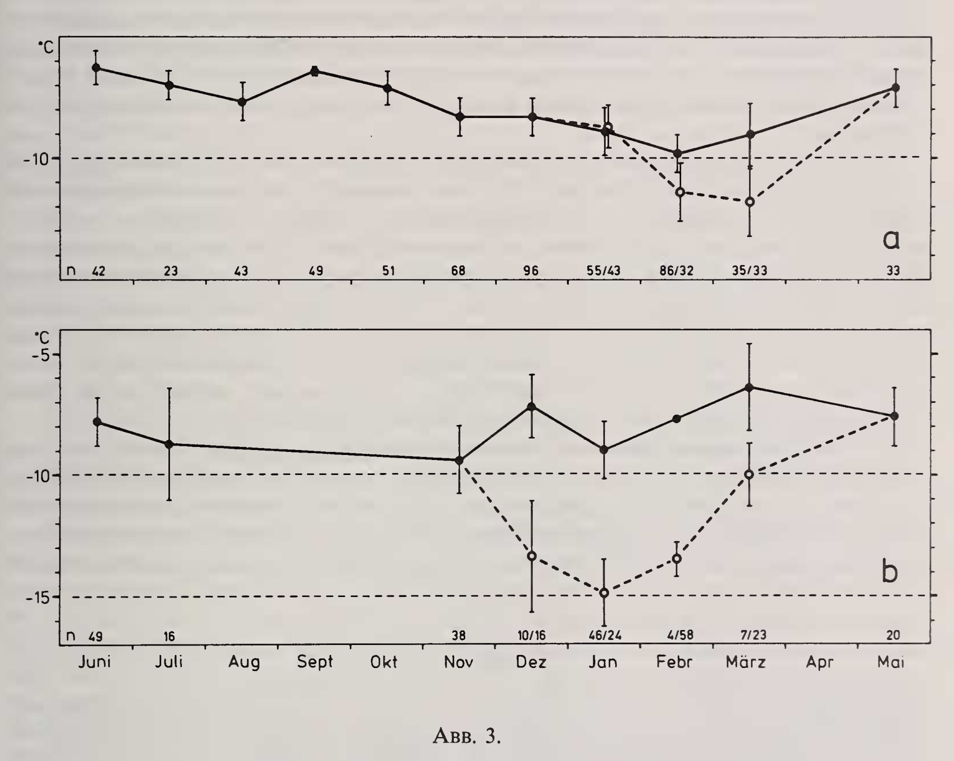



ABB. 3.

Jahresverlauf 1980/81 der Unterkühlungspunkte von *Isotoma hiemalis* ($\bar{x} \pm 95\%$ Vertrauensbereich). ●———● aus der Streu extrahierte Tiere, ○-------○ auf der Schneeoberfläche gefangene Individuen. a) Standort Berghaus. b) Standort Dürrbachgraben. *Annual cycle of the supercooling points of adult and subadult Isotoma hiemalis ($\bar{x} \pm 95\%$ C.L.).* ●———● *animals extracted from litter,* ○-------○ *animals collected from the snow surface. a) site Berghaus. b) site Dürrbachgraben. (Only juveniles found from August through October).*

gruppen sind die Stichprobenmittelwerte mit dem Mittel der Lufttemperatur eines Zeitintervalls vor den Stichprobenentnahmen korreliert, bei den jungen Individuen stärker als bei den alten (VON ALLMEN & ZETTEL, in prep. *a*). Die Stärke der Korrelation hängt von der Länge des Zeitintervalls ab, über welches die Temperatur gemittelt wurde. Dieser Befund bedeutet, dass die Temperatur direkt auf die Unterkühlungsfähigkeit einwirkt, welche sich somit ständig, mit einer gewissen Verzögerung, den herrschenden Temperaturen anpasst. Gleichzeitig besteht aber auch eine Beeinflussung durch die Photoperiode, wie ein erstes Experiment gezeigt hat.

**Isotoma hiemalis**

Im Gegensatz zu *E. nivalis* lebt *I. hiemalis* am Standort Berghaus fast ausschliesslich in Streuansammlungen in den Drainagegräben. Im Winter bleibt die Art vorerst in der Streuschicht, in der zweiten Winterhälfte erscheint sie bei günstigen Verhältnissen auf der Schneeoberfläche. Die meisten adulten Tiere sterben bald nach der Eiablage im Sommer. Um jeweils einen genügend grossen Stichprobenumfang zu erhalten, wurden 1-3 Stichproben zusammengefasst und neben den adulten auch die subadulten Individuen in die vorliegenden Berechnungen einbezogen. Dadurch wurden die Mittelwerte der Unterkühlungspunkte leicht erniedrigt, weil die subadulten Tiere etwas tiefer unterkühlen als die ausgewachsenen, jedoch deutlich höher als die jüngeren Stadien (Zettel, in press. *a*).

Im Sommerhalbjahr weist die Population am *Standort Berghaus* eine mittlere Unterkühlungsfähigkeit von −7° C auf (Abb. 3a). Erst im Winter, mehrere Wochen nach dem Einschneien, beginnen die Tiere kälteresistenter zu werden. Sobald die Unterkühlungspunkte tiefer als −8° C liegen, erscheinen die ersten Tiere auf der Schneeoberfläche; sie weisen die gleiche Unterkühlungsfähigkeit auf wie die Individuen welche gleichzeitig aus der Streu gewonnen wurden. Für alle Tiere nimmt die Kälteresistenz weiter zu, bis sich die Population Ende Januar deutlich in 2 Gruppen spaltet: Die eine hält sich in der Schneedecke auf, erscheint weiterhin auf der Schneeoberfläche und weist eine weiter zunehmende Unterkühlungsfähigkeit auf, die andere verbleibt in der Streu und verliert ihre erhöhte Kälteresistenz (vgl. Zettel in press. *b*).

In den Populationskäfigen am *Standort Dürrbachgraben* starben die adulten Tiere nach der Eiablage aus und die neue Generation erreichte das subadulte Stadium erst im November, woraus eine mehrmonatige Lücke in den Messwerten resultierte. Die grosse Streuung der 4 Individuen im Februar (± 6.4° C) ist in Abb. 3 nicht eingetragen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen am Standort Berghaus ist keine gerichtete Verän-

Tabelle 3.

*Reaktion von* I. hiemalis *auf einen Kälteschock von −2° C bei Winterbeginn. A) Dauer der Kälteeinwirkung in h, B) Unterkühlungspunkt der gesamten Stichprobe ($\bar{x}$ ± 95% Vertrauensbereich), C) Stichprobenumfang, D) Anteil der Individuen mit leerem Darm in %, E) Unterkühlungspunkt der Tiere ohne Darminhalt ($\bar{x}$ ± 95% Vertrauensbereich).*
*Reaction of* I. hiemalis *to freezing temperature (−2° C) at begin of winter. A) duration of submittance to cold, B) supercooling point of the whole sample ($\bar{x}$ ± 95% C.L.), C) number of animals measured, D) percentage of animals without gut content, E) supercooling point of animals with empty gut ($\bar{x}$ ± 95% C.L.).*

| A | B | C | D | E |
|---|---|---|---|---|
| 0 | −6.6 ± 1.1 | 19 | 5.3 | −13.6 |
| 6 | −8.4 ± 1.6 | 29 | 17.2 | −15.9 ± 5.4 |
| 13 | −12.2 ± 2.7 | 49 | 38.8 | −15.8 ± 1.6 |
| 24 | −12.0 ± 2.1 | 39 | 43.6 | −18.6 ± 1.6 |

derung der Kälteresistenz im Jahresverlauf zu erkennen; die Populationskäfige waren mit Laubstreu zugedeckt, so dass im Substrat der Käfige keine Fröste auftreten konnten. Den Collembolen war der Kontakt mit Schnee und die Erfahrung von Minustemperaturen verwehrt, was zur Folge hatte, dass die Tiere die Zusammensetzung ihrer Hämolymphe nicht veränderten. Individuen von der Schneeoberfläche zeigten 1980 bereits beim ersten Auftreten Ende Dezember Unterkühlungspunkte von −13.4° C. Im März ist die winterliche Unterkühlungsfähigkeit bereits weitgehend abgebaut, in milden Wintern sogar schon im Februar (17.2.1982: $-7.6 \pm 1.1$° C), wobei ein späterer Kälteeinbruch die Unterkühlungsfähigkeit erneut erhöhen kann (am 3.3.1982, nach 7 kalten Tagen: $-9.5 \pm 0.9$° C, Unterschied zum Februarwert signifikant, $P < 0.01$). Wie Laborexperimente zeigten, kann eine Verstärkung der Kältetoleranz schon durch einen einzigen Nachtfrost ausgelöst werden. 13 Stunden nach der Kälteeinwirkung ist noch keine Reaktion festzustellen, aber Messungen nach einer Woche zeigen eine Korrelation der Erniedrigung der Unterkühlungspunkte mit der Dauer der Kälteexposition (Tab. 3).

Bei den Jungtieren wird die Kälteresistenz stark vom Alter bzw. von der Körpergrösse beeinflusst, so dass sie nicht direkt mit den Werten für ausgewachsene Tiere verglichen werden kann; diese Resultate werden an anderer Stelle präsentiert (ZETTEL, in press. *a*).

## DISKUSSION

Eine gewisse Streuung der Unterkühlungspunkte ist allein aus der natürlichen Variabilität dieses ökophysiologischen Phänomens zu erwarten, ebenso aus dem unterschiedlichen Anteil von Individuen mit Darminhalt, welcher sich negativ auf die Kälteresistenz auswirkt (SALT 1953, SØMME & CONRADI-LARSEN 1977).

Dass sich die ungeschützt in Flechten aufhaltenden *E. nivalis* prospektiv den tiefen Wintertemperaturen anpassen ist biologisch sinnvoll, denn die ersten Herbstfröste könnten sonst grosse Verluste verursachen. Diese langfristige Anpassung scheint durch die Photoperiode gesteuert zu sein. Es ist zu vermuten, dass die kurzfristigen Schwankungen der Unterkühlungsfähigkeit das Resultat eines dynamischen Gleichgewichtes zwischen Auf- und Abbau von Gefrierschutzsubstanzen ist, dass diese Veränderungen jedoch nur innerhalb gewisser Grenzen erfolgen können und direkt von der Temperatur beeinflusst werden. Dass solche Anpassungen der Kälteresistenz an die herrschenden Temperaturen auch bei *I. hiemalis* vorgenommen werden, demonstrieren die Messwerte vom Februar/März 1982 aus dem Dürrbachgraben (vgl. oben); durch häufigere Stichprobenentnahmen könnten eventuell auch bei dieser Art kurzfristige Schwankungen der Unterkühlungsfähigkeit nachgewiesen werden, jedoch mit geringeren Amplituden. Das in Tab. 3 dargestellte Experiment zeigt, dass *I. hiemalis* bereits auf einen einzigen Nachtfrost reagieren kann. Grundsätzlich stehen den Tieren zwei Strategien zur Verfügung, um ihre Kälteresistenz zu verstärken: Neben der Synthese von Gefrierschutz-Substanzen hat auch das Einstellen der Nahrungsaufnahme eine Erniedrigung der Unterkühlungspunkte zur Folge (z.B. SALT 1953, SØMME & CONRADI-LARSEN 1977). Im vorliegenden Fall sind beide Möglichkeiten eingesetzt worden: Einerseits entleeren die Tiere mit zunehmender Dauer der Kälteeinwirkung vermehrt ihren Darm, andererseits sinkt ihr Unterkühlungspunkt gleichzeitig ab; für die Tiere ohne Darminhalt und 24 Stunden Kälteexposition kann angenommen werden, dass die Zunahme der Kälteresistenz von −6.6° auf −18.6° C etwa je zur Hälfte der Synthese von Gefrierschutz-Substanzen und dem Einstellen der Nahrungsaufnahme zuzuschreiben ist (der Wert 13.6 in Kolonne E stellt einen Einzelwert dar). Für Tiere mit kürzerer Kälteexposition überwiegt die Wirkung des entleerten Darmes.

Beim Vergleich der Abbildungen 2 und 3 fällt auf, dass bei *I. hiemalis* viel geringere Unterschiede zwischen Sommer und Winter vorkommen. Der Grund dafür dürfte in den sehr unterschiedlichen Erfahrungen mit der Kälte liegen: *E. nivalis* kann ihr nicht ausweichen und weist die grösste Kältetoleranz auf, die Schneetiere von *I. hiemalis* im Dürrbachgraben können ihr wegen der unregelmässigen Schneebedeckung nur bedingt ausweichen, am Standort Berghaus ziehen sie sich bei Lufttemperaturen unter −2.5° C in den Schnee zurück, die Streutiere vom Berghaus können nur in den Übergangszeiten einige relativ schwache Fröste erfahren (vgl. Tab. 2) und die Käfigtiere schliesslich ohne Frosterfahrung zeigen keine Veränderung der Kälteresistenz. Aber trotz der Tatsache, dass sich *I. hiemalis* bei tieferen Temperaturen in die Schneedecke zurückzieht, wirkt sich die Lufttemperatur weiter auf die Kälteresistenz aus: Im kalten März und April 1980 wiesen Tiere vom Berghaus noch Unterkühlungspunkte von −13.8±1° C bzw. −13.6±0.7 °C auf, 1981 mit etwas milderen Temperaturen solche von −11.4±1.2° C (Februar) und −11.8±1.4° C (März), während der Februarwert (−9.2±0.8° C) und derjenige des März 1982 (−8.5±1.3° C) die äusserst milden Verhältnisse dieses Winters widerspiegeln. Die Mittelwerte der Lufttemperatur betrugen im Januar/Februar 1981 −5.5/4.6° C, 1982 −0.7/−1.8° C; leider begannen unsere Temperaturaufzeichnungen erst im Mai 1980, jedoch zeigt ein Vergleich für die Wetterstation Bern, dass März und April 1980 um 2-4° C kälter waren als 1981. Der Einfluss der tiefen Luftemperaturen, welche ja von *I. hiemalis* am Standort Berghaus nie erfahren werden, könnte folgendermassen erklärt werden: Die Art weist eine ausgesprochene positive Phototaxis auf; die Schneetiere versuchen immer wieder, an die Schneeoberfläche vorzudringen. Bei tiefen Temperaturen werden sie aber daran gehindert, weil entweder die Luft- oder bereits die Schneetemperatur in den obersten Schichten unter −2.5° C liegt. Je mehr Kontakt die Tiere nun mit dieser Grenztemperatur haben, umso mehr verstärken sie ihre Kälteresistenz im Verlaufe des Winters. Dass sich auch die Zeitdauer einer längerfristigen Kälteeinwirkung (1 Woche, 1 Monat) auf den Unterkühlungspunkt auswirkt, haben Block & Zettel (1980) auch an *I. hiemalis* gezeigt.

Für *I. hiemalis* besteht keine Notwendigkeit einer prospektiven Anpassung. Die ersten Fröste dringen nicht tief in die Streuschicht ein und kleine Vertikalverschiebungen bringen die Springschwänze aus dem Gefahrenbereich. Leider konnten wir bisher noch keine Messungen an freilebenden Tieren aus der Streu des Standortes Dürrbachgraben durchführen. Dafür zeigen die Resultate der Käfigpopulationen, dass die unmittelbare Einwirkung von Temperaturen unter 0° C erforderlich sind, um eine erhöhte Kälteresistenz aufbauen zu können; dieser Befund wird durch die Ergebnisse vom Standort Berghaus (sinkende Unterkühlungspunkte im Verlaufe des Winters für Tiere, welche ständig im Kontakt mit dem Schnee sind) und Experimenten von Block & Zettel (1980) (zunehmende Kältetoleranz nach Kälteeinwirkung) gestützt.

Der unterschiedliche Kurvenverlauf für Schneetiere von *I. hiemalis* an den beiden Standorten kann so gedeutet werden, dass am Standort Berghaus weniger und mildere Bodenfröste vor dem Einschneien vorkommen als im Dürrbachgraben: Im Herbst und frühen Winter 1980 wies die Streu am Standort Berghaus 21 Frosttage mit einem Mittel von −1.4° C auf, im Dürrbachgraben 27 Frosttage mit einem Mittel von −2.4° C. Die Springschwänze im Dürrbachgraben hatten somit mehr Kälteerfahrung und bauten dementsprechend eine stärkere Kältetoleranz auf. Es ist denkbar, dass zusätzlich die kompakte Schneedecke beim Berghaus die Collembolen vor tieferen Temperaturen schützte und so eine schnelle Anpassung nicht notwendig machte. Den Einfluss von unterschiedlichem Mikroklima demonstrierten Gehrken & Zachariassen (1977) an einem Borkenkäfer, welcher in den Schattseiten von Kiefernstämmen tiefere Unterkühlungspunkte aufwies als in den Sonnseiten der gleichen Stämme.

Bei *I. hiemalis* kann das Phänomen der erhöhten Kälteresistenz im Winter nicht unabhängig von der Cyclomorphose dieser Art (FJELLBERG 1976) betrachtet werden. Die auf dem Schnee auftauchenden Individuen gehören immer der Winterform an, während am Standort Berghaus die in der Streu bleibenden Tiere bereits ab Januar in die Sommerform wechseln (ZETTEL in press. b) und ihre Anpassungsfähigkeit an Kälte teilweise verlieren: Wintertiere zeigten nach einer Woche bei 0° bzw. −5° C eine erhöhte Kälteresistenz, bei Sommertieren blieben die Unterkühlungspunkte bei 0° unverändert und −5° C überlebten sie gar nicht. Dagegen reagierten Sommertiere über die Zeitdauer eines Monats bei 0° C in ähnlichem Rahmen wie Wintertiere (Absenkung um 3° bei Wintertieren, um 2.8° bei Sommertieren). Kurzfristig erhöhte Kälteresistenz scheint also nur bei Wintertieren möglich zu sein.

Aus den Unterschieden zwischen Streu- und Schneetieren kann folgende Hypothese abgeleitet werden: Aktivität auf der Schneeoberfläche ist die müheloseste Möglichkeit, neue potentielle Standorte zu besiedeln (vgl. LEINAAS 1981*a* für *Hypogastrura lapponica*); die in der Streu verbleibenden Individuen erreichen dank ununterbrochenem Wachstum grösstenteils noch vor dem Ausapern die Geschlechtsreife, so dass sie am bisherigen Standort sofort nach der Schneeschmelze mit der Reproduktion einsetzen können; im März 1982 unter 1.5 m Schnee gesammelte Streutiere schritten im Labor unter Winterbedingungen (LD 8:16, T = +0.5/−1° C) zum Teil bereits nach wenigen Tagen zur Fortpflanzung. Dass LEINAAS (1981*b*) bei seinen Untersuchungen über schneebewohnende Collembolen wohl vereinzelte *I. hiemalis* im Schnee, jedoch keine im darunterliegenden Boden fand, kann auf die geringe Stichprobengrösse und die sehr heterogene Verteilung der Art im Boden zurückgeführt werden.

## ZUSAMMENFASSUNG


*Entomobrya nivalis* und *Isotoma hiemalis*, zwei auch im Winter aktive Collembolen, zeigen an einem Standort in den Berner Voralpen unterschiedliche Anpassungstrategien an die Wintertemperaturen. Unterschiede bestehen auch zwischen zwei Populationen von *I. hiemalis* in verschiedenen Mikroklimata.

1. Die auf Bäumen lebende *E. nivalis* ist kälteresistenter als die hemiedaphische *I. hiemalis:* Das Sommerniveau der Unterkühlungspunkte liegt bei −9 bzw. −7° C, das Winterniveau liegt bei −15 bzw. sinkt auf −12 (Standort Berghaus) und −15° C ab (Standort Dürrbachgraben).

2. Jungtiere sind bei beiden Arten kälteresistenter als ausgewachsene Individuen.

3. *E. nivalis* baut prospektiv eine erhöhte Kälteresistenz auf und erreicht die winterliche Unterkühlungsfähigkeit bereits im Spätherbst. Als steuernde Faktoren wirken Temperatur und (sehr wahrscheinlich) Photoperiode. Die Unterkühlungspunkte sind mit den Temperaturmitteln über ein den Probeentnahmen vorausgehendes Zeitintervall korreliert.

4. *I. hiemalis* wird nur bei direkter Einwirkung von tiefen Temperaturen kälteresistenter, die Anpassungsfähigkeit ist nur im Winterhalbjahr vorhanden (Koppelung mit der Cyclomorphose). Am Standort Berghaus mit einer kompakten, isolierenden Schneedecke ab anfangs Dezember werden von den auf dem Schnee gesammelten Tieren erst Ende Winter maximale Werte erreicht, am Standort Dürrbachgraben mit unregelmässiger Schneebedeckung und vermehrten Bodenfrösten bereits Ende Dezember.

## LITERATURVERZEICHNIS

ALLMEN, H. VON und J. ZETTEL. 1982. Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Revue suisse Zool.* 89: 919-926.

ALLMEN, H. VON und J. ZETTEL. in prep. a. Contribution to the cold-hardiness of *Entomobrya nivalis* (Collembola).

AOKI, K. 1962. Protective action of the polyols against freezing injury in the silkworm egg. *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser.* III 28: 29-36.

ASAHINA, E. 1959. Prefreezing as a method enabling animals to survive at an extremely low temperature. *Nature* 184: 1003-1004.

— 1966. Freezing and frost resistance in insects. *In*: MERYMAN, H. T. (ed.): Cryobiology, pp. 451-486. *Academic Press, London.*

— 1969. Frost resistance in insects. *Adv. Insect Physiol.* 6: 1-49.

ASAHINA, E. und K. TANNO. 1964. A large amount of trehalose in a frostresistant insect. *Nature* 204: 1222.

BLOCK, W. 1979. Cold tolerance of micro-arthropods from Alaskan taiga. *Ecol. Ent.* 4: 103-110.

BLOCK, W. und J. ZETTEL. 1980. Cold hardiness of some Alpine Collembola. *Ecol. Ent.* 5: 1-9.

CHINO, H. 1957. Conversion of glycogen to sorbitol and glycerol in the diapause egg of the *Bombyx* silkworm. *Nature* 180: 606-607.

DEVRIES, A. L. and Y. LIN. 1977. Structure of a peptide antifreeze and mechanism of adsorption to ice. *Biochem. Biophys. Acta* 495: 388-392.

DUMAN, J. G. 1977. Variation in macromolecular antifreeze levels in larvae of the Darkling Beetle, *Meracantha contracta. J. exp. Zool.* 201: 85-92.

FJELLBERG, A. 1976. Cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* Schött, 1893 (*mucronata* Axelson 1900) syn. nov. (Collembola, Isotomidae). *Revue Ecol. Biol. Sol* 13: 381-384.

GEHRKEN, U. und K. E. ZACHARIASSEN. 1977. Variation in the cold-hardiness of hibernating *Ips acuminatus* Gyllenhal (Col., Scolytidae) related to the sun exposure of the habitat. *Norw. J. Ent.* 24: 149-152.

HANEC, W. 1966. Cold-hardiness in the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hübner (Lasiocampidae, Lepidoptera). *J. Insect Physiol.* 12: 1443-1449.

KIRCHNER, W. und P. KESTLER. 1969. Untersuchungen zur Kälteresistenz der Schilfradspinne *Araneus cornutus* (Araneidae). *J. Insect Physiol.* 15: 41-53.

LEINAAS, H. P. 1981a. Cyclomorphosis in *Hypogastrura lapponica* (Axelson, 1902) (= *H. frigida* (Axelson, 1905) syn. nov.) (Collembola, Poduridae). Morphological adaptations and selection for winter dispersal. *Z. zool. Syst. Evol.* 19: 278-285.

— 1981b. Activity of arthropoda in snow within a coniferous forest, with special reference to Collembola. *Holarct. Ecol.* 4: 127-138.

MACPHEE, A. W. 1961. Mortality of winter eggs of the European red mite *Panonychus ulmi* Koch, at low temperatures, and its ecological significance. *Can. J. Zool.* 39: 229-243.

MACPHEE, A. W. 1964. Cold-hardiness, habitat and winter survival of some orchard arthropods in Nova Scotia. *Can. Ent.* 96: 617-625.

MANSINGH, A. und B. N. SMALLMAN. 1972. Variation in polyhydric alcohol in relation to diapause and cold-hardiness in the larvae of *Isia isabella. J. Insect Physiol.* 18: 1565-1571.

MILLER, L. K. und J. S. SMITH. 1975. Production of threitol and sorbitol by an adult insect: association with freezing tolerance. *Nature* 258: 519-520.

OHYAMA, Y. und E. ASAHINA. 1972. Frost resistance in adult insects. *J. Insect Physiol.* 18: 267-282.

PATTERSON, J. L. und J. G. DUMAN. 1979. Composition of a protein antifreeze from larvae of the beetle *Tenebrio molitor. J. exp. Zool.* 201: 361-367.

RING, R. A. 1977. Cold-hardiness of the bark beetle *Scolytus ratzeburgi* Jans. (Col., Scolytidae). *Norw. J. Ent.* 24: 125-136.

SALT, R. W. 1953. The influence of food on the cold-hardiness of insects. *Can. Ent.* 85: 261-269.

— 1957. Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing. *Can. Ent.* 89: 491-494.

— 1958. Role of glycerol in producing abnormally low supercooling and freezing points in an insect, *Bracon cephi* (Gahan). *Nature* 181: 1281.

— 1961. Principles of insect cold-hardiness. *A. Rev. Ent.* 6: 55-74.

SCHNEPPENHEIM, R. und H. THEEDE. 1980. Isolation and characterization of freezing point depressing peptides from larvae of *Tenebrio molitor. Comp. Biochem. Physiol.* 67B: 561-568.

SØMME, L. 1964. Effects of glycerol on cold-hardiness in insects. *Can. J. Zool.* 42: 87-101.

— 1965a. Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite (*Panonychus ulmi* Koch). *Can. J. Zool.* 43: 881-884.

— 1965b. Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects. *Can. J. Zool.* 43: 765-770.

— 1969. Cold-hardiness of the collembolan *Cryptopygus antarcticus* Willem from Bouvetøya. *Oikos* 31: 94-97.

— 1974. The overwintering of *Pelophila borealis* Paynk. III. Freezing tolerance. *Norsk ent. Tidsskr.* 21: 131-134.

— 1976. Cold-hardiness of winter-active Collembola. *Norw. J. Ent.* 23: 149-153.

— 1979. Overwintering ecology of alpine Collembola and oribatid mites from the Austrian Alps. *Ecol. Ent.* 4: 175-180.

SØMME, L. und E.-M. CONRADI-LARSEN. 1977. Cold-hardiness of collembolans and oribatid mites from windswept mountain-ridges. *Oikos* 29: 118-126.

SØMME, L. und E.-M. CONRADI-LARSEN. 1979. Frost resistance in alpine adult *Melasoma collaris* (Coleoptera). *Oikos* 33: 80-84.

TAKAHASHI, S. Y., E. OHNISHI und N. YOSHITAKE. 1971. Sorbitol in the eggs of the silkworm *Bombyx mori. Develop. Growth Different.* 13: 89-96.

WANNER, H. 1980. Die Nebelverhältnisse der Kantone Bern und Solothurn. *Jb. geogr. Ges. Bern* 52/1975-76: 113-148.

WYATT, G. R. und W. L. MEYER. 1959. The chemistry of insect hemolymph. III. Glycerol. *J. gen. Physiol.* 42: 1005-1011.

ZACHARIASSEN, K. E. 1977. Effects of glycerol in freeze-tolerant *Phyto depressus* L. (Col., Phytidae). *Norw. J. Ent.* 24: 25-29.

ZETTEL, J. in press *a*. Age dependence of cold hardiness in *Isotoma hiemalis* and some other springtails. *Proc. Symp. Invertebrate cold-hardiness, Oslo* 1982.

— in press *b*. Some aspects of the cyclomorphosis in *Isotoma hiemalis* (Collembola). *Proc. V. Int. Coll. Apterygota, Louvain-la-Neuve* 1982.